木麻黄种子萌发的限制生态因子

王玉[1]，杨彬[1]，郝清玉[1*]
（热带岛屿生态学教育部重点实验室，海南师范大学生命科学学院，海口 571158）

摘　要：成功的天然更新应同时具备三个条件，即（1）种源数量充足、质量良好；（2）适宜种子萌发的微生境；（3）幼苗、幼树存活的生态条件。为探究海南岛木麻黄（*Casuarina equisetifolia*）海防林自身无法天然更新的障碍因子，对影响其天然更新的三个条件之一的种子萌发条件进行了研究，探讨不同的生态因子，如：木麻黄化感，土壤酸碱度、盐度，温度，基质类型，水分等对木麻黄种子萌发的影响。研究结果表明：不同浸提物的不同浸提液浓度处理的种子萌发率与CK组无显著性差异；设定范围内的pH、盐度和温度对木麻黄种子萌发率无显著影响；不同浓度梯度PEG溶液处理的木麻黄种子萌发率存在显著性差异，且伴随PEG溶液浓度增加，木麻黄种子萌发率随之锐减；不同基质及浇水频度对种子萌发率也具有显著影响。综合PEG干旱胁迫，基质及浇水频度的结果可以发现，木麻黄种子抗旱能力较弱，对水分敏感，因此，水分是制约木麻黄种子萌发的主要限制因子，同时凋落物层及滨海沙土较差的保水性也不同程度制约了种子的萌发。

关键词：木麻黄，种子萌发，限制生态因子，海防林，海南岛
中图分类号：Q948.11　　　　　文献标识码：A

Limiting ecological factors for seed germination of *Casuarina equisetifolia*

WANG Yu[1], YANG Bin[1], HAO Qingyu[1*]
（*Ministry of Education Key Laboratory for Ecology of Tropical Islands*, *College of Life Sciences, Hainan Normal University*, Haikou 571158, China）

Abstract: Natural regeneration is of great significance for *Casuarina equisetifolia* coastal protection forest (*C*. CPF) to continue to play its ecological protection function，however, *C*. CPF in Hainan Island exists unable to naturally regenerate by itself. To explore obstacle factors of unable natural regeneration of *C. equisetifolia* itself, the ecological conditions affecting seed germination of *C. equisetifolia*, such as: *C. equisetifolia* allelopathy, soil pH, salinity, temperature, matrix type, moisture, were studied. The reason is that ecological conditions affecting seed germination are one of the three conditions that restrict the success of natural regeneration, and the other two conditions are the quantity and quality of provenances, and ecological conditions for survival of seedlings and saplings respectively. *C. equisetifolia* cones, litters and in-situ habitat soil were collected from the *C*. CPF near Houwei village, Haikou city, Hainan Island. The seed germination test was conducted by paper dish method, with 100 seeds per dish and 3 repeated treatments. The *C. equisetifolia* litter, humus and sandy soil extracts were diluted into five concentration gradients respectively and a total of 15 extracts were obtained. The pH was set to 5.0, 5.5, 6.0 and 6.5 concentration gradients for the germination solution. Salinity was set to

---

基金项目：国家自然科学基金（31760202）[Supported by the National Natural Science Foundation of China（31760202）]。

作者简介：王玉(1994 -)，女，黑龙江安达人，在读硕士研究生，研究方向为植物生态学，（E-mail）wangyu6369@163.com。
*通信作者：郝清玉，博士，教授，研究方向为恢复生态学，（E-mail）hnhaoqy@126.com。

0.02%, 0.05% and 0.10%. The temperature was set to 25 ℃, 30 ℃ and 35 ℃. The PEG method was used for water stress test, with five concentration gradients of 0 g·L^{-1}, 50 g·L^{-1}, 100 g·L^{-1}, 150 g·L^{-1}and 200 g·L^{-1}. The orthogonal test was designed as a 3 factor and 4 horizontal. The results showed that there was no significant difference of seed germination rate between CK group and the one treated with different water extract concentrations of different extracts. pH, salinity and temperature within the set range had no significant effect on seed germination rate of *C. equisetifolia*. The germination rate of *C. equisetifolia* seeds treated with PEG solution with different concentration gradients was significantly different, and the seed germination rate of *C. equisetifolia* decreased sharply with the increase of PEG solution concentration. Different matrix and watering frequency also had significant effect on seed germination rate. Combining PEG drought stress, matrix and watering frequency, it can be found that *C. equisetifolia* seeds have weak drought resistance and are sensitive to water, therefore, moisture is the main limiting factor for the germination of *C. equisetifolia* seeds. Meanwhile, the poor water retention of litters and coastal sandy soil also restricts the germination of seeds to varying degrees.

Key words: *Casuarina equisetifolia*, seed germination, limiting ecological factors, Coastal protection forest, Hainan Island

木麻黄(*Casuarina equisetifolia*)具有幼龄阶段生长迅速（张勇等，2017），抗旱性能良好（林武星等，2000），较强的耐盐性（叶功富等，2000）和耐重金属污染（李晓刚等，2019）等性能，因此木麻黄已成为我国华南和东南沿海地区重要的生态防护林和用材林树种，对防台风危害、防海浪侵蚀和对贫瘠干旱的沿海沙地上的植被恢复起到不可替代的作用(张勇等，2011）。但木麻黄海岸防护林也存在一些问题，如：群落结构简单，生态系统稳定性差，木麻黄林下凋落物不易分解，积累厚厚的凋落物层，导致其林下天然更新困难（韩奉畴，2006），尤其是木麻黄自身在海南岛海防林内更是无法实现天然更新（杨彬，王玉和郝清玉，2019a)。植物天然更新的影响因素有很多，如：植物繁殖体特征、密度制约、异质生境（凋落物，微气候等）、动物原因、病原体和化学他感、干扰等（彭闪江等，2004）。不同植物天然更新的影响因素有所不同，但种子成功天然更新必须满足3个条件：（1）足够的种子数量和良好的质量；（2）种子萌发的适宜微生境（彭闪江等，2004；尚秀华等，2014）；（3）幼苗和幼树成功存活的生态条件。研究表明，木麻黄种子雨雨量充足（1 764.63 粒·m^{-2}·a^{-1}），种子雨散播时间长（近9个月），种子的平均萌发率约为11.3%，种子雨（收集1次 / 2周）较高的萌发率为22.3%～30.0%（杨彬，王玉和郝清玉，2019b），这表明木麻黄种子数量和质量不是导致木麻黄自身无法天然更新的障碍因子。

种子萌发的限制因子因种子生物学特性不同而存在一定的差异。一般情况，水分、光照、化感物质、土壤pH值、盐度、凋落物等均有可能成为种子萌发的限制因子（黄忠良，彭少麟和易俗，2001；王楠等，2019；张晶等，2015）。水分是种子萌发的首要条件，其过多或不足都不利于萌发。沙地樟子松人工林不能天然更新的主要原因是土壤的干旱胁迫及幼苗抗旱、抗病能力非常弱（朱教君，康宏樟和许美玲，2007）；乌拉特梭梭林天然更新的主要障碍因子也是水分，种子发芽率随水量增加而提高，并受覆土影响（瑙珉，田凯和潘瑞萍，2015）。研究表明，重金属隔和铅（陈怀宇，李裕红和林元灿，2007），铬（周希琴和李裕红，2004）对木麻黄种子萌发率、株高、根长、鲜重、干重等明显抑制作用。另外，木麻黄种子是需光性种子（管康林，1985），光质和光量对种子萌发均有影响（管康林，1984）。木麻黄浸提液会影响木麻黄幼苗的生长（邓兰桂，孔垂华和骆世明，1996；林武星，洪伟和叶功富，2005），也会抑制其他植物种子的萌发（王春晴等，2012）。土壤的酸化和土壤有效钼的缺乏是迹地木麻黄生长不良的主要原因之一（郑达贤和徐朋，1988）。

综上所述，木麻黄自身天然更新困难不是种源问题，并且调查也尚未发现木麻黄种子萌

发的幼苗和幼树，故可排除幼苗、幼树存活条件的障碍，因此，有理由怀疑可能是种子萌发过程的问题。虽然土壤因子、木麻黄化感、土壤盐度等因子对木麻黄的影响有所报道，但主要集中在对木麻黄幼苗、幼树的影响，对木麻黄种子萌发的影响尚缺乏系统的研究。考虑到海南岛木麻黄海防林的具体生长的生态条件，本文对水分、温度、土壤基质、凋落物及凋落物化感物质、土壤pH值、盐度等影响种子萌发的潜在因子进行研究，以便进一步揭示木麻黄自身无法天然更新的障碍因子。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

本研究地位于我国海南岛北部滨海沙地的木麻黄海岸防护林，地处海南海口市（N：20° 02′ 23.32″；E： 110° 26′ 46.25″ ），该地区属于热带季风性气候，年平均降雨量 2 067 mm，年平均蒸发量 1 834 mm，年平均温度 24.3℃，年平均最高温度和年平均最低温度分别为 28.8 ℃（7 月）和 18.0 ℃（1 月）。研究地木麻黄林为成熟林，木麻黄密度 1 467 株·hm^{-2}，平均胸径 8.6 cm，平均树高 11.67 m，郁闭度 0.85，凋落物平均厚度为 4.67 cm。

1.2 试验材料

木麻黄果实、木麻黄枯落层和腐殖层 2 层的凋落物和原生境土壤均于 2018 年 10 月采自海南海口市后尾村附近木麻黄海防林，将其放置在室内阴干。木麻黄果实阴干后过 2 mm 筛将种子与果实分离。

1.3 试验方法

1.3.1 凋落物和土壤浸提液提取方法及种子萌发试验

（1）凋落物（枯落物 + 腐殖质）和土壤浸提液提取方法：分别称量阴干后的枯落物、腐殖质和土壤样品 250 g 完全浸没于 2 L 蒸馏水中 24 h 获得 125 g·L^{-1} 浸提液，再与蒸馏水分别稀释成 25 g·L^{-1}、50 g·L^{-1}、75 g·L^{-1}、100 g·L^{-1} 和 125 g·L^{-1} 五个浓度梯度，共计 15 份浸提液。另设置以蒸馏水为萌发溶液的处理组为本组试验的 CK 组。

（2）种子萌发试验：试验于 2018 年 11 上旬开始，选取种粒完整的种子均匀置于铺有双层滤纸的培养皿（直径 90 mm）中，每皿 100 粒，分别用不同浓度的木麻黄浸提液对滤纸充分润湿，各处理重复 3 皿。本萌发试验共持续 20 d，每日定量补充培养皿中对应浓度的浸提液并记录萌发的种子数。萌发的种子以胚芽或胚根长度长于种子的长度为准。

1.3.2 pH 值与盐胁迫萌发试验

pH 值与盐胁迫萌发试验是以木麻黄原生境土壤浸提液的实测值为基准进行配制的。浸提液的 pH 值为 5.21 ~ 6.30，盐度范围为 0.00% ~ 0.03%。因此，使用 NaOH 和 HCl 分别配置 pH 为 5.0、5.5、6.0、6.5 四个梯度的萌发溶液，用 NaCl 配置盐度为 0.02%、0.05%和 0.10%三个梯度的萌发溶液。另设置以蒸馏水为萌发溶液的处理组为本组试验的 CK 组。选取种粒完整的种子均匀置于铺有双层滤纸的培养皿（直径 90 mm）中，每皿 50 粒，分别用不同 pH 值的溶液和不同浓度的 NaCl 溶液对滤纸充分润湿，各处理重复 3 皿。本萌发试验共持续 20 d，每日定量补充培养皿中对应 pH 值、浓度的溶液并记录萌发的种子数。

1.3.3 温度及水分胁迫萌发试验

PEG 6000 作为一种渗透调节剂，可以用来模拟土壤的自然水势，形成水分胁迫，用以研究植物对水分胁迫的响应，从而分析其抗旱性（代莉，谢双喜和杨荣和，2003）。使用 PEG 6000 分别配置为 0 g·L^{-1}、50 g·L^{-1}、100 g·L^{-1}、150 g·L^{-1} 和 200 g·L^{-1} 五个浓度梯度，其中 0 g·L^{-1} 为蒸馏水作为本研究的 CK 组。水势依次对应为 0 MPa、-0.10 MPa、-0.20 MPa、-0.40 MPa 和-0.60 MPa（程智慧等，2002；武冲等，2011）。选取种粒完整的种子均匀置于铺有经各浓度梯度 PEG 溶液充分湿润的双层滤纸的培养皿（直径 90 mm）中，每皿 50 粒，

每组 3 个重复，每浓度设置 3 组，并将 3 组分别置于 25 ℃、30 ℃和 35 ℃的恒温培养箱中作为 3 个温度梯度。本萌发试验共持续 20 d，每 4 d 更换一次滤纸，每日定时定量补充培养皿中对应浓度的溶液并记录萌发的种子数。

1.3.4 模拟木麻黄原生境条件的正交试验

为了探究基质、浇水频度和浇水量对木麻黄种子萌发的影响，本试验采用了正交设计的方法，设置了 3 因素 4 水平试验，各因素及其水平数见表 1。根据试验的因素及水平数本试验按 L_{16}（4^5）正交表设置各试验组，每处理组设置 3 个重复，每重复 50 粒种子，试验容器为高 100 mm、内径为 130 mm 的塑料花盆。试验开始于 2018 年 11 月 6 日持续至 2019 年 1 月 5 日，共计 60 d，每日记录种萌发幼苗数，并按表 1 浇水。

表1 木麻黄种子正交试验的因素与水平表

Table 1 Factors and Level Table of Orthogonal Test for *C. equisetifolia* Seeds

因素 Factor	水平 1 Level 1	水平 2 Level 2	水平 3 Level 3	水平 4 Level 4
A：基质 A：Matrix	沙土 Sandy soil	红土 Red soil	枯落层 Litter layer	腐殖层 Humus layer
B：浇水频度 B：Frequency of watering	1 次 / 1 日 Once a day	1 次 / 3 日 Every three days	1 次 / 5 日 Every five days	1 次 / 7 日 Once a week
C：浇水量 C：Watering capacity	40 mL / 次 40 mL / time	80 mL / 次 80 mL / time	120 mL / 次 120 mL / time	160 mL / 次 160 mL / time

1.4 数据分析

通过萌发率等指标对木麻黄凋落物浸提液化感作用及生态因子的影响进行描述，其中萌发率的计算公式如下：

$$\text{萌发率}(\%) = \frac{\text{培养结束时种子萌发总数}}{\text{供试种子数}} \times 100\%$$

* MERGEFORMAT (1)

数据采用 Microsoft Excel 2007 和 IBM SPSS 19.0 软件进行统计分析，采用单因素方差分析或多因素方差分析对不同条件处理下种子萌发率和发芽指数进行分析，后采用新复极差检验（Duncan）法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 凋落物和土壤浸提液对木麻黄种子萌发的影响

以凋落物及土壤浸提液作为水分来源的萌发试验结果如表 2 所示。结果表明，枯落物浸提液各浓度的种子萌发率范围为 25.3%～33.3%，方差分析表明不同浓度枯落物浸提液的木麻黄种子萌发率无显著性差异，且除 100 $g \cdot L^{-1}$ 以外各浓度的萌发率均高于 CK 组。腐殖质浸提液处理的种子萌发率为 20.7%～38.0%，方差分析结果显示各浓度组中仅有 75 $g \cdot L^{-1}$ 和 100 $g \cdot L^{-1}$ 两组间存在显著性差异，但其余各组间均无两两差异性，且萌发率与浸提液浓度没有影响趋势，因此不认为腐殖质浸提液浓度是影响种子萌发的主要因子。经土壤浸提液处理的种子萌发率为 30.0%～36.7%，且各土壤浸提液浓度的种子萌发率均高于 CK 组，但方差分析显示各浓度组间也不具有显著性差异，说明土壤不同浓度的浸提液对木麻黄种子的萌发影响不大。

表2 不同浸提液各浓度下木麻黄种子萌发率（%）

Table 2 Germination Rate of *C. equisetifolia* Seeds at Different Concentrations of Extracts

浸提物 Extract	浸提液浓度（g·L^{-1}） Extract concentration（g·L^{-1}）						平均 Average
	0(CK 组） 0（CK Group)	25	50	75	100	125	
枯落物 Litter		31.3 ± 4.1a	33.3 ± 5.7a	32.7 ± 7.5a	25.3 ± 4.1a	32.0 ± 1.6a	30.9 ± 6.0A
腐殖质 Humus	29.3 ± 2.5a	28.7 ± 9.3ab	31.3 ± 2.5ab	38.0 ± 0.0a	20.7 ± 5.0b	28.0 ± 7.1ab	29.3 ± 8.3A
土壤 Soil		30.0 ± 7.5a	33.3 ± 1.9a	30.0 ± 1.6a	36.7 ± 9.8a	34.0 ± 5.7a	32.8 ± 6.9A

注：表中数据为“平均值 ± 标准差”；同行小写不同字母表示在0.05水平差异显著；“平均”列数据不包括CK组，且列内不同大写字母表示在0.05水平差异显著。

Note: The data in the table are "average (± standard deviation)"; the difference of different letters in lowercase is significant at 0.05 level; the data in "average" column excludes CK group, and the difference of different letters in column is significant at 0.05 level.

2.2 pH 与盐度对木麻黄种子萌发的影响

不同 pH 值下木麻黄种子的萌发结果如图 1 所示，萌发率范围为 25.3% ~ 33.3%，基本和同期其他试验中 CK 组的萌发率相当，且经方差分析可知，在 5.0 ~ 6.5 的 pH 范围内木麻黄种子萌发率无显著性差异，也与 CK 组的萌发率差异不显著，同时萌发率也不具有随 pH 值变化而变化的显著趋势。

盐度萌发试验的结果如图 2 所示，图中可以看出木麻黄种子萌发率范围为 26.7% ~ 32.0%，且随盐度变化无明显变化趋势，方差分析也同样表明各浓度间萌发率无显著性差异，说明 0.10%浓度以下的 NaCl 对木麻黄种子萌发率无显著影响。

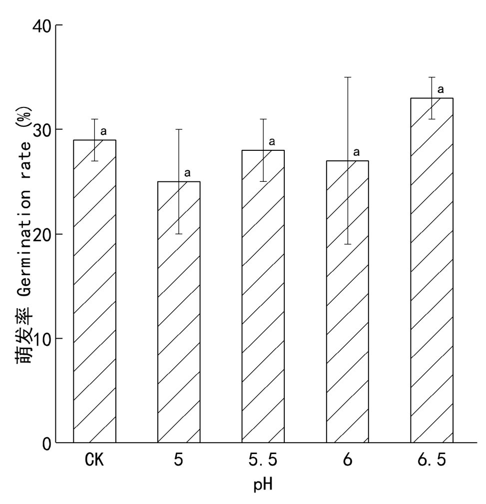


图1 不同pH下木麻黄种子萌发率。不同字母表示在0.05水平上差异显著。

Fig. 1 Germination rate of *C. equisetifolia* seeds at different pH. Different letters indicate significant difference at 0.05 level..

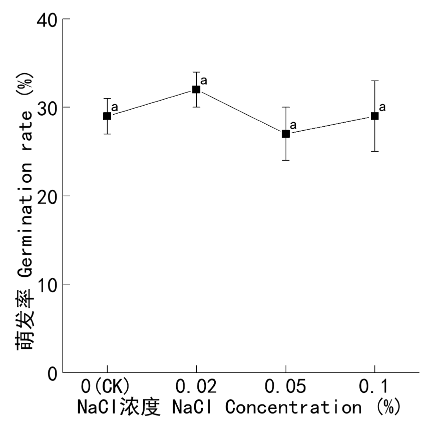


图2 不同NaCl浓度对木麻黄种子萌发率的影响。不同字母表示在0.05水平上差异显著。
Fig. 2 Effects of different NaCl concentrations on seed germination rate of *C. equisetifolia*. Different letters indicate significant difference at 0.05 level.

2.3 温度、PEG 模拟水分胁迫对木麻黄种子萌发的影响

不同温度对木麻黄种子萌发率影响如图 3 所示，三个温度下萌发率分别为 14.5%（25 ℃）、10.9%（30 ℃）、10.5%（35 ℃），通过方差分析可知，不同温度下木麻黄种子萌发率无显著性差异，所以认为该范围内的温度不是影响木麻黄种子萌发的因子。

PEG 浓度对木麻黄种子萌发率的影响如图 4 所示。不同浓度 PEG 溶液处理的种子萌发率不同，随着 PEG 浓度的增加，萌发率出现明显的下降，且下降速率也随着 PEG 浓度的增加而陡然增大，其中 100 $g·L^{-1}$ 浓度处理组萌发率为 7.3%～10.0%，显著低于对照组的萌发率，无法萌发的临界浓度为 150 $g·L^{-1}$，其萌发率仅为 0.7%～3.3%，当 PEG 浓度为 200 $g·L^{-1}$ 时木麻黄种子无法萌发，且 150 $g·L^{-1}$ 处理组与 200 $g·L^{-1}$ 处理组无显著差异。

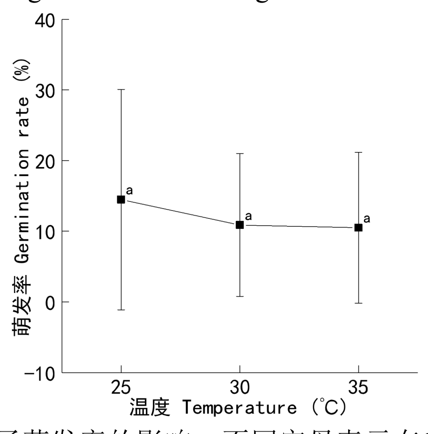


图3 不同温度对木麻黄种子萌发率的影响。不同字母表示在0.05水平上差异显著。
Fig. 3 Effects of different temperatures on seed germination rate of *C. equisetifolia*. Different letters indicate significant difference at 0.05 level.

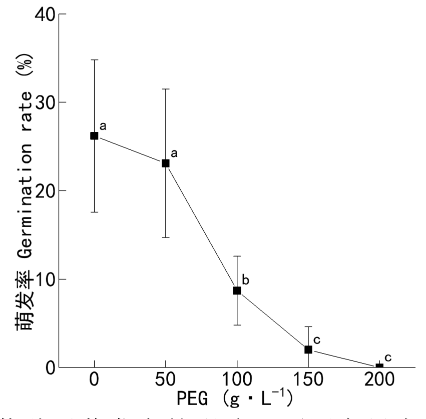


图4 不同PEG浓度对木麻黄种子萌发率的影响。不同字母表示在0.05水平上差异显著。

Fig. 4 Effects of different PEG concentrations on seed germination rate of *C. equisetifolia*. Different letters indicate significant difference at 0.05 level.

2.4 模拟生境条件下的正交试验结果与分析

如表 3 所示，在基质、浇水频度和浇水量 3 因素 4 水平和 3 个重复的正交试验处理下，木麻黄种子的发芽率受到不同程度的影响。不同基质培育下的种子萌发率存在显著性差异（$P = 0.000 < 0.05$），其中，红土种子萌发率最高，为 51.2%，枯落层最低，仅为 15.3%，种子萌发率由大到小依次为红土 ＞ 沙土 ≈ 腐殖层 ＞ 枯落层。不同浇水频度间种子萌发率的差异也具有显著性（$P = 0.003 < 0.05$），其中，浇水频度为 1 次 / 1 日时，种子萌发率最高，为 47.0%，显著高于浇水频度分别为 1 次 / 3 日、1 次 / 5 日和 1 次 / 7 日时萌发率。

单次不同浇水量下的木麻黄种子平均萌发率为 33.2% ~ 41.2%，单次不同浇水量对种子萌发率无显著影响（$P = 0.107 > 0.05$），且萌发率与单次浇水量间不具有明显相关趋势。

根据极差比较即水平选优得出最佳的萌发条件为：基质（A）取红土（A_2）、浇水频度（B）取 1 次 / 1 日（B_1）、浇水量（C）由于各水平间无显著差异，因此 4 水平皆可。试验设定中最为接近最优组合的是 $A_2B_1C_2$。

表3 模拟生境正交试验木麻黄种子萌发率

Table 3 Orthogonal Test of Simulated Habitat for Germination Rate of *C. equisetifolia* Seeds

处理 Treatments		因素及水平 Levels and factors			平均萌发率(%) Average germination rate / %
		基质 Substrate（A）	浇水频度 Frequency of watering（B）	浇水量 Watering capacity（C）	
1	$A_1B_1C_1$	沙土 Sandy soil	1 次 / 1 日	40 mL / 次	50.0 ± 5.3
2	$A_1B_2C_2$	沙土 Sandy soil	1 次 / 3 日	80 mL / 次	38.0 ± 10.6
3	$A_1B_3C_3$	沙土 Sandy soil	1 次 / 5 日	120 mL / 次	40.0 ± 11.1
4	$A_1B_4C_4$	沙土 Sandy soil	1 次 / 7 日	160 mL / 次	38.7 ± 17.0
5	$A_2B_1C_2$	红土 Red soil	1 次 / 1 日	80 mL / 次	53.3 ± 1.2
6	$A_2B_2C_1$	红土 Red soil	1 次 / 3 日	40 mL / 次	45.3 ± 4.2
7	$A_2B_3C_4$	红土 Red soil	1 次 / 5 日	160 mL / 次	57.3 ± 10.1
8	$A_2B_4C_3$	红土 Red soil	1 次 / 7 日	120 mL / 次	48.7 ± 13.6
9	$A_3B_1C_3$	枯落层 Litter	1 次 / 1 日	120 mL / 次	30.7 ± 14.2
10	$A_3B_2C_4$	枯落层 Litter	1 次 / 3 日	160 mL / 次	10.0 ± 5.3
11	$A_3B_3C_1$	枯落层 Litter	1 次 / 5 日	40 mL / 次	9.3 ± 5.0
12	$A_3B_4C_2$	枯落层 Litter	1 次 / 7 日	80 mL / 次	11.3 ± 8.1
13	$A_4B_1C_4$	腐殖层 Humus	1 次 / 1 日	160 mL / 次	54.0 ± 2.0
14	$A_4B_2C_3$	腐殖层 Humus	1 次 / 3 日	120 mL / 次	45.3 ± 10.3
15	$A_4B_3C_2$	腐殖层 Humus	1 次 / 5 日	80 mL / 次	31.3 ± 12.2
16	$A_4B_4C_1$	腐殖层 Humus	1 次 / 7 日	40 mL / 次	28.0 ± 13.1
水平 1 Level 1		41.7 ± 5.6b	47.0 ± 11.0a†	33.2 ± 18.5a	
水平 2 Level 2		51.2 ± 5.3a†	34.7 ± 16.8b	33.5 ± 17.4a	
水平 3 Level 3		15.3 ± 10.3c	34.5 ± 20.0b	41.2 ± 7.9a	
水平 4 Level 4		39.7 ± 12.2b	31.7 ± 16.0b	40.0 ± 21.6a	

注：表中数据为“平均值 ± 标准差”，同因素下各个水平对应的不同小写字母表示在0.05水平差异显著，“†”为该因素的最佳水平。

Note: The data in the table are "average (±) standard deviation". Different lowercase letters corresponding to each level under the same factor show significant difference at 0.05 level, and "†" is the best level of this factor.

3 结论与讨论

种子萌发作为植物生活史的一个重要阶段，其过程同时受自身因素和环境因素的影响。自身因素包括种子活力大小、休眠与否以及自身的一些物种特征等（於乐瑞和李斌，2018）；而环境因素则包括水分、温度、凋落物、盐度、pH、化感、萌发基质等。

木麻黄浸提液对自身种子萌发不具有化感作用。研究结果表明，尽管较高浓度的木麻黄凋落物浸提液对青皮（*Vatica mangachapoi*）种子的萌发具有显著抑制作用（王春晴等，2012），但木麻黄不同种类的浸提物和不同浓度的浸提液对木麻黄种子的萌发不具有抑制作用，且大多数木麻黄浸提液处理的种子萌发率要高于 CK 组，说明木麻黄对自身种子萌发不具有化感作用。木麻黄浸提液种子萌发率高于对照组的原因是凋落物和土壤中的养分和化感物质分别可以促进和抑制种子萌发，如杉木（*Cunninghamia lanceolata*）种子的萌发就随其凋落物浓度存在低促高抑的规律（庄正等，2017）。

设定范围的 pH 和盐度对木麻黄种子的萌发无显著影响。该研究在土壤浸提液的盐度和 pH 的基础上进一步扩大范围，给与种子较自然环境更加严苛的萌发条件，结果表明在 5.0 ~ 6.5 的 pH 和小于 0.10%盐度的条件下，木麻黄种子均能正常萌发且与 CK 组萌发无显著性差异，证明木麻黄林分条件下的 pH 值和盐分胁迫均不会抑制木麻黄种子的萌发。这与武冲等（2010）研究结果是相一致的，即木麻黄可以在低的盐浓度下（0.10%）正常萌发生长,但高盐度具有抑制作用。

木麻黄种子雨散播期温度的变化对其种子的萌发没有显著影响，但水分胁迫是制约木麻黄种子萌发的主要限制因子。种子的萌发必须有充足的水分，该研究使用高分子非离子渗透剂 PEG 作为水分模拟处理，其已被广泛应用于农作物和林木中模拟自然干旱环境、探讨在干旱环境下植物的生长状况（闫兴富等，2016；庄正等，2017）。木麻黄种子萌发率会随着 PEG 浓度的增大而显著下降，水势超过-0.20 MPa（即 PEG 浓度为 100 $g·L^{-1}$）时木麻黄种子萌发受到显著抑制，当水势超过-0.40 MPa（即 PEG 浓度为 150 $g·L^{-1}$）时木麻黄种子基本无法萌发。该研究与武冲等的研究认为高水势会使木麻黄无法萌发的结果是一致的，但其结果中种子萌发耐旱性较本研究高，其无法萌发的临界为-1.20 MPa，原因是研究的木麻黄品种不同，其抗旱性能也不同，如：山地木麻黄（*C. junghuhniana*）和细枝木麻黄（*C. cunninghamiana*）的抗旱性要好于粗枝木麻黄（*C. glauca*）。已有研究表明，连香树（*Cercidiphyllum japonicum*）在-1.3MPa 的水分胁迫，种子萌发率接近于 0（麦苗苗等，2009）。四川木蓝（*Indigofera szechuensis*）（孙霞和高信芬，2010）和矮沙冬青（*Ammmopiptanthus nanus* (M. Pop.) Cheng f.）（于军和焦培培，2010）则在-1.2 MPa 下种子的发芽率为 0。与这些植物相比，木麻黄种子的抗旱性的确较差。

基质类型和高频度浇水对木麻黄种子萌发具有显著影响。在红土中木麻黄种子萌发率最高，其次是沙土和腐殖层，枯落层最差。上述不同基质的种子萌发率排序与基质保水性能的排序是一致的，且沙土、腐殖层和枯落层中的浸提液对木麻黄种子的萌发基本没有影响，因此，可证明木麻黄种子萌发率具有随基质保水性的提高而提高的规律。在不同水平浇水频度中，1 次 / 1 日的木麻黄种子萌发率显著高于其它水平，但单次浇水量的各水平间无显著性差异，这是由于单次浇水量较大时，余出的水会直接流出培养基质，基质实际保留水分基本相同，但较低浇水频度下会发生基质中水分散失后未及时补充，进而导致种子在浇水间隔期无法吸收足够的水分用于萌发。高水势胁迫抑制木麻黄种子萌发，较高保水性的红土基质及高频度的浇水次数显著促进种子的萌发，2 个试验结果相互印证，进一步说明木麻黄种子的萌发过程对水分十分敏感，水分成为了木麻黄种子萌发过程的限制因子。

试验区降雨量较为充足，但为何水分依然成为木麻黄种子萌发的限制因子？其原因是复杂多样的，既有种子本身的原因，也有生态环境的原因。种子原因是其种子较小，且抗干旱能力弱；生态环境原因是试验区年降水量虽然较高，30 a 平均降雨量为 1 652.1 $mm·a^{-1}$，但年平均蒸发量更高，为 1 734.3 $mm·a^{-1}$（张黎明，魏志远和漆智平，2006）。另外，上述研

究结果表明，种子萌发的适宜条件是保水性较好的基质 + 高频度的浇水次数，即种子萌发需要长期维持在的一个湿润的生态环境中，而并非是海南间断性的大雨量 + 高温高光照强度。调查发现，长期连续降雨，即使落在凋落物上的种子也会萌发，但由于木麻黄凋落物层的物理阻隔使萌发的种子无法接触到沙土，或即便在裸露的沙土萌发了，由于滨海沙土的保水性较差，连续几天的晴天，萌发的种子便会因水分因子的限制而无法保持长期成活。由于木麻黄种子萌发及幼苗成活对生态条件要求较为苛刻，即便人工干预促进天然更新，更新也会十分困难，因而也无需担心木麻黄因更新成功使其成为乔木入侵植物的可能性。

参考文献：

CHEN HY, LI YH, LIN YC, 2007. Effects of Cd^{2+} and Pb^{2+} on Seed Germination and Fastness Physiological Characteristics of *Casuarina equisetifolia* [J]. Chin Agric Sci Bull, 23(8): 229-232. [陈怀宇，李裕红，林元灿, 2007. Cd^{2+}、Pb^{2+}对木麻黄种子萌发及抗性生理特性的影响 [J]. 中国农学通报, 23(8): 229-232.]

CHENG ZH, MENG HW, Stephen AR, et al., 2002. Impact of water stress on stomata conductance and photosynthetic pigment in tomato plant [J]. J NW A & F Univ (Nat Sci Ed), 30(6): 93-96. [程智慧，孟焕文, Stephen A. Rolfe, 等, 2002. 水分胁迫对番茄叶片气孔传导及光合色素的影响 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 30(6): 93-96.]

DAI L, XIE SX, YANG RH, 2003. Responses of Seeds of *Cryptomeria japonica* (L. f.) D. Don to Induced Water Stress in The Seed Germination Stage [J]. Guizhou For Sci Technol, 31(4): 15-19. [代莉，谢双喜，杨荣和, 2003. 水分胁迫对日本柳杉种子萌芽的影响 [J]. 贵州林业科技, 31(4): 15-19.]

DENG LG, KONG CH, LUO SM, 1996. Isolation and identification of extract from *Casuarina equisetifolia* branchlet and its allelopathy on seedling growth [J]. Chin J Appl Ecol, 7(2): 145-149. [邓兰桂，孔垂华，骆世明, 1996. 木麻黄小枝提取物的分离鉴定及其对幼苗的化感作用 [J]. 应用生态学报, 7(2): 145-149.]

GUAN KL, 1984. A Physiologieal Study On the Seed Light Germination of *Casuarina equisetfolia* [J]. J Zhejiang For Coll, 1(1): 89-95. [管康林, 1984. 木麻黄种子的光萌发生理研究 [J]. 浙江林学院学报, 1(1): 89-95.]

GUAN KL, 1985. Study on the light germination of *Paulownia* and *Casuarina equisetifolia* seeds [J]. Chin Bull Bot, 3(2): 19-20, 36. [管康林, 1985. 泡桐和木麻黄种子的光萌发研究 [J]. 植物学通报, 3(2): 19-20, 36.]

HAN FC, 2006. Discussion on the Construction of "Near Natural" Forest in the Special Protected Forest Belt of Hainan Coastal Countries [J]. Trop For, 34(3): 16-20. [韩奉畴, 2006. 海南沿海国家特殊保护林带建设“近自然”型森林的探讨 [J]. 热带林业, 34(3): 16-20.]

HUANG ZL, PENG SL, YI S, 2001. Factors affecting seedling establishment in monsoon evergreen broad-leaved forest [J]. J Trop Subtrop Bot, 9(2): 123-128. [黄忠良，彭少麟，易俗, 2001. 影响季风常绿阔叶林幼苗定居的主要因素 [J]. 热带亚热带植物学报, 9(2): 123-128.]

LI XG, KANG XR, CAI ZY, et al., 2019. Heavy metal tolerance, accumulation and distribution in five clones of *Casuarina equisetifolia* [J]. Chin J Ecol, 38(7): 2094-2101. [李晓刚，康希睿，蔡泽宇，等, 2019. 木麻黄对土壤重金属的生长响应及积累特征 [J]. 生态学杂志, 38(7): 2094-2101.]

LIN WX, YE GF, ZHENG TH, et al., 2000. Study on the drought resistance characteristics and application of different *Casuarina* Species [J]. Prot For Sci Technol, (S1): 173-176, 193. [林武星，

叶功富，郑天汉，等, 2000. 不同木麻黄树种的抗旱特性及其应用的研究 [J]. 防护林科技, (S1): 173-176, 193.]

LIN WX, HONG W, YE GF, 2005. Effects of Water Extract from *Casuarina equisetifolia* on Its Seedling Growth [J]. Acta Agric Univ Jiangxiensis, 27(1): 46-51. [林武星，洪伟，叶功富, 2005. 木麻黄水浸液对其幼苗生长的影响 [J]. 江西农业大学学报, 27(1): 46-51.]

MAI MM, SHI DX, WANG ML, et al., 2009. Seed Germination and Seedling Growth of *Cercidiphyllum japonicum* with PEG Treatment [J]. Sci Silv Sin, 45(10): 94-99. [麦苗苗，石大兴，王米力，等, 2009. PEG处理对连香树种子萌发与芽苗生长的影响 [J]. 林业科学, 45(10): 94-99.]

NAO M, TIAN K, PAN RP, 2015. Main factors affecting natural regeneration in Wulate Mongolia Wild Ass-Saxoul Nature Reserve [J]. Inner Mongolia For Invest Des, 38(4): 33-36. [瑙珉，田凯，潘瑞萍, 2015. 影响乌拉特梭梭林天然更新的主要因素 [J]. 内蒙古林业调查设计, 38(4): 33-36.]

PENG SJ, HUANG ZL, PENG SL, et al., 2004. Factors influencing mortality of seed and seedling in plant nature regeneration process [J]. Guihaia, 24(2): 113-121. [彭闪江，黄忠良，彭少麟，等, 2004. 植物天然更新过程中种子和幼苗死亡的影响因素 [J]. 广西植物, 24(2): 113-121.]

SHANG XH, XIE YJ, ZHANG PJ, et al., 2014. The Preliminary Study of Germination Condition on the Medicinal Plant *Serenoa Repens* Seed [J]. Seed, 33(2): 70-73. [尚秀华，谢耀坚，张沛健，等, 2014. 药用植物锯叶棕种子萌发条件初探 [J]. 种子, 33(2): 70-73.]

SUN X, GAO XF, 2010. Effect of Polyethylene Glycol (PEG) Simulated Drought Stress on Seed Germination of Five Species of *Indigofera* L. from Dry Valleys [J]. Chin J Appl Environ Biol, 16(3): 317-322. [孙霞，高信芬, 2010. 聚乙二醇(PEG)模拟干旱胁迫对干旱河谷5种木蓝种子萌发的影响 [J]. 应用与环境生物学报, 16(3): 317-322.]

WANG CQ, LIU Q, ZHANG YJ, et al., 2012. Isolation and Identification of the Aqueous Extract from *Casuarina equisetifolia* and Allelopathy Effects on the Seed Germination of *Vatica mangachapoi* [J]. J NW For Univ, 27(3): 80-86. [王春晴，刘强，张渝杰，等, 2012. 木麻黄水浸液对青皮种子的化感效应 [J]. 西北林学院学报, 27(3): 80-86.]

WANG N, GAO J, YUE ZG, et al., 2019. Responses of seed germination of *Astragalus membranaceus* to light and temperature conditions accompanied with drought and salt stresses [J]. Ch J Chin Mat Med, 44(12): 2444-2451. [王楠，高静，岳正刚，等, 2019. 黄芪种子萌发对光温条件和旱盐胁迫的响应特征 [J]. 中国中药杂志, 44(12): 2444-2451.]

WU C, ZHANG Y, TANG SM, et al., 2010. Effect of NaCl Stress on *Casuarina* Seed Germination [J]. Seed, 29(4): 30-33. [武冲，张勇，唐树梅，等, 2010. 盐胁迫对木麻黄种子萌发的影响 [J]. 种子, 29(4): 30-33.]

WU C, ZHONG CL, ZHANG Y, et al., 2011. Effect of polyethylene glycol simulated drought stress on seed germination of three species of *Casuarinaceae* [J]. J Cent S Univ For & Technol, 31(2): 22-26. [武冲，仲崇禄，张勇，等, 2011. 聚乙二醇模拟干旱对三种木麻黄种子萌发的影响 [J]. 中南林业科技大学学报, 31(2): 22-26.]

YAN XF, ZHOU LB, SI BB, et al., 2016. Stress effects of simulated drought by polyethylene glycol on the germination of *Caragana korshinskii* Kom. seeds under different temperature conditions [J]. Acta Ecol Sin 36(7): 1989-1996. [闫兴富，周立彪，思彬彬，等, 2016. 不同温度下PEG-6000模拟干旱对柠条锦鸡儿种子萌发的胁迫效应 [J]. 生态学报, 36(7): 1989-1996.]

YANG B, WANG Y, HAO QY, 2019a. Natural regeneration characteristics and selection of regeneration tree species of *Casuarina equisetifolia* coastal windbreaks in Hainan Island

[J/OL].Guihaia. http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.q.20190122.1144.010.html [杨彬，王玉，郝清玉, 2019a．海南岛木麻黄海防林天然更新特征及更新树种筛选 [J/OL]．广西植物. http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.q.20190122.1144.010.html]

YANG B, WANG Y, HAO QY, 2019b. Spatial and Temporal Dynamics of Seed Rain of *Casuarina equisetifolia* Coastal Protection Forest [J]. J Trop Subtrop Bot. 27(4): 367-375. [杨彬，王玉，郝清玉, 2019b．木麻黄海防林种子雨的时空动态 [J]. 热带亚热带植物学报. 27(4): 367-375.]

YE GF, LIN DG, XU JS, et al., 2000. Effects of soil salt stress on growth, physiological and biochemical characteristics of *Casuarina equisetifolia* [J]. Prot For Sci Technol, (S1): 186-189. [叶功富，林德根，徐俊森，等, 2000. 土壤盐胁迫对木麻黄生长和生理生化特性的影响 [J]. 防护林科技, (S1): 186-189.]

YU LR, LI B, 2018. Effects of Environmental Factors on the Seed Germination of *Alopecurus japonicus* [J]. Barley Cereal Sci, 35(1): 38-42. [於乐瑞，李斌, 2018. 环境因子对日本看麦娘种子萌发的影响 [J]. 大麦与谷类科学, 35(1): 38-42.]

YU J, JIAO PP, 2010. Inhibition of Seed Germination of *Ammmopiptanthus nanus* (M. Pop.) Cheng f. under Simulated Drought Stress with Polyethylene Glycol (PEG 6000) [J]. Genom Appl Biol, 29(2): 355-360. [于军，焦培培, 2010. 聚乙二醇(PEG 6000) 模拟干旱胁迫抑制矮沙冬青种子的萌发 [J]. 基因组学与应用生物学, 29(2): 355-360.]

ZHANG J, QIAO X, NI WC, et al., 2015. Study on Effects of Different Treatments on Seed Germination of *Salicornia bigelovii* and Its Optimum Germination Conditions [J]. Chin Wild Pl Resour, 34(6): 32-36. [张晶，乔星，倪伟超，等, 2015. 不同处理对海蓬子种子萌发的影响及其最佳萌发条件的研究 [J]. 中国野生植物资源, 34(6): 32-36.]

ZHANG LM, WEI ZY, QI ZP, 2006. Characteristics of Rainfall and Evaporation of Different Region in Recent 30 Years in Hainan Province [J]. Chin Agric Sci Bull, 22(4): 403-407. [张黎明，魏志远，漆智平, 2006. 近30年海南不同地区降雨量和蒸发量分布特征研究 [J]. 中国农学通报, 22(4): 403-407.]

ZHANG Y, ZHONG CL, CHEN Y, et al., 2017. Studies on Growth Processes of *Casuarina* Clones in Hainan Island [J]. For Res, 30(4): 588-594. [张勇，仲崇禄，陈羽，等, 2017. 海南木麻黄无性系生长过程研究 [J]. 林业科学研究, 30(4): 588-594.]

ZHANG Y, ZHONG CL, CHEN Y, et al., 2011. Evaluation and selection of superior *Casuarina* clones in Hainan [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 35(5): 25-30. [张勇，仲崇禄，陈羽，等, 2011. 海南5年生木麻黄优良无性系的选择与评价 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 35(5): 25-30.]

ZHENG DX, XU P, 1988. The Soil Characters and the Reforestation in the *Casuarina equisetifolia* Slash in Coast Sand Land in Fujian [J]. J Fujian Norm Univ (Nat Sci Ed), 4(1): 103-110. [郑达贤，徐朋, 1988. 福建滨海风沙区木麻黄林带迹地土滚性质和林带更新问题 [J]. 福建师范大学学报(自然科学版), 4(1): 103-110.]

ZHOU XQ, LI YH, 2004. The physiological and ecological responses of the seed germination of *Casuarina equisetifolia* to chromic stress[J]. Chin J Eco-Agric, 12(1): 58-60. [周希琴，李裕红, 2004. 木麻黄种子萌发对铬胁迫的生理生态响应研究[J]. 中国生态农业学报, 12(1): 58-60.]

ZHU JJ, KANG HZ, XU ML, 2007. Natural regeneration barriers of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations in southern Keerqin sandy land, China [J]. Acta Ecol Sin, 27(10): 4086-4095. [朱教君，康宏樟，许美玲, 2007. 科尔沁沙地南缘樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*) 人工林天然更新障碍 [J]. 生态学报, 27(10): 4086-4095.]

ZHUANG Z, LI YJ, LIU QQ, et al., 2017. Effects of Chinese fir litter extracts on the seed germination

and seedlings [J]. J For Environ, 37(1): 29-33. [庄正，李艳娟，刘青青，等, 2017. 凋落物浸提液对杉木种子萌发及幼苗的影响 [J]. 森林与环境学报, 37(1): 29-33.]